УДК 591.134.6

С. Л. Самарский, В. Р. Передрий

К МЕТОДИКЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ОТНОСИТЕЛЬНОГО РОСТА ЧАСТЕЙ ТЕЛА ЖИВОТНЫХ

На рост организма влияет множество факторов, учесть которые практически невозможно. В связи с тем, что рост организма как целого определяется в первую очередь изменением его составных частей, изучение относительного роста отдельных его частей имеет большое теоретическое и практическое значение для познания как самого процесса роста, так и факторов, его определяющих.

Зоологические исследования показывают, что уравнение аллометрического роста

$$y = ax^b \qquad (1)$$

довольно хорошо описывает связь между ростом различных органов и частей тела живых организмов. Связь между признаками изучалась с помощью уравнения (1) многими исследователями (Huxley, 1932; Шмальгаузен, 1935; Gould, 1966; Ищенко, 1967, 1969; Егоров, 1974; Алимов, Голиков, 1975 и др.). Однако существующая методика использования уравнения (1) для оценки относительного роста частей тела базируется на сравнении показателей степени b без учета коэффициента a.

Настоящая работа ставит своей целью показать, что показатель степени b не является самостоятельным критерием для оценки относительного роста частей тела или органов, а само уравнение (1) не может быть использовано для исследования изолированных весовых, возрастных, линейных и других групп животных. Кроме того, рассматривается методика определения относительного роста органов или частей животных в случаях, когда связь между ними выражена не только аналитически, но и эмпирически. В работе использованы статистические материалы, накопленные кафедрой зоологии Черкасского педагогического института в 1967—1976 гг. по двум видам - соне-полчку (*Glis glis*) и мыши желтогорлой (*Apodemus flavicollis*). Зверьков отлавливали на территории Среднего Приднепровья (Черкасская, Полтавская и Кировоградская области). Беременные самки в исследование не включались.

В настоящее время изучение относительного роста частей тела проводят на основе показателя степени b, являющегося отношением удельных скоростей роста (Huxly, 1932).

$$b = \frac{dy}{y} \cdot \frac{x}{dx} = \frac{\Delta \lg y}{\Delta \lg x}. \qquad (2)$$

Иногда это отношение называют скоростью соотносительного роста (Ищенко, 1969) и даже скоростью роста (Егоров, 1974), хотя отношение двух удельных скоростей не может быть названо скоростью, т. к. b — величина безразмерная. Поэтому возникает необходимость в уточнении терминологии. Это следует сделать еще и потому, что в литературных источниках отсутствует однозначное определение скорости относительного роста.

Под скоростью относительного роста следует понимать прирост части тела (одного признака) по отношению к приросту всего организма (другого признака). Тогда скорость относительного роста выразится отношением $\omega = \frac{\Delta y}{\Delta x}$, или точнее

$$\omega = \frac{dy}{dx}. \qquad (3)$$

Строго говоря, это отношение тоже не является скоростью, т. к. под скоростью понимаются процессы, отнесенные ко времени. Однако во многих случаях такая терминология оказывается целесообразной и ею широко пользуются в технических науках.

Принято считать, что при $b>1$ часть растет быстрее целого, индекс увеличивается, при $b<1$ часть растет медленнее целого, индекс уменьшается (Егоров, 1974) или даже так: $b>1$ — часть растет быстрее целого, $b<1$ — часть растет медленнее целого (Мина, Клевезаль, 1976). Эти положения нуждаются в уточнении. Продифференцируем уравнение (1) и получим

$$\omega = \frac{dy}{dx} = abx^{b-1}. \qquad (4)$$

Действительно, при $b>1$ индекс увеличивается, т. к. функция (4) нарастает $\left(\frac{d\omega}{dx}>0\right)$. Но это не значит, что часть растет быстрее целого. Для того чтобы y рос быстрее x, должно выполняться условие $\omega>1$. Например, при увеличении ω от 0,7 до 0,9 индекс возрастает, но y пока еще растет медленнее x. Аналогичные рассуждения можно повторить для случая $b<1$. Следовательно, часть растет быстрее целого при $\omega>1$, медленнее целого при $\omega<1$. Разумеется, выбор масштабов измерений должен производиться в строгом соответствии с основными единицами системы СИ.

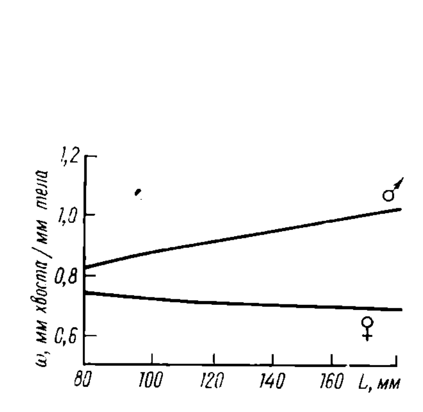


Рис. 1. Зависимость между длиной тела и скоростью относительного роста хвоста сони-полчка (уравнения аллометрического роста: ♂ — lхв= =0,2328, L=1,2426, n=269, ♀ — lхв= =0,9961, L=0,9461, n=218).

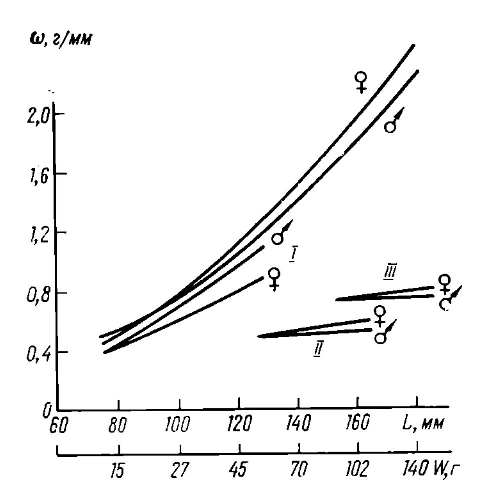


Рис. 2. Зависимость между длиной тела (весом) и скоростью относительного роста веса сони-полчка (уравнения аллометрического роста: ♂ — W=0,00004684, L=2,87, n= =275, ♀ — W=0,00002571, L=3,0, n=206, I, II, III — условные весовые группы).

В качестве примера рассмотрим связь между длиной хвоста и длиной тела сони-полчка. Уравнения аллометрического роста $l_{хв}=aL^b$ по формуле (4) были пересчитаны на скорость относительного роста, результаты пересчета представлены на рис. 1. Из графика видно, что несмотря на то, что для самцов $b>1$, скорость относительного роста их хвоста меньше 1 ($\omega<1$), т. е. хвост растет медленнее, чем увеличивается длина тела (часть растет медленнее целого). Только при размерах тела $L>170$ мм рост длины хвоста самцов начинает опережать увеличение длины тела. Таким образом, чтобы часть росла быстрее целого, одного условия $b>1$ не всегда достаточно.

Известно, что отношение удельных скоростей роста (2) при соблюдении условия (1) в любой момент онтогенеза является величиной постоянной (Huxley, 1932). Что касается скорости относительного роста ω, то она является величиной переменной и меняется по закону (4). Следовательно, показатель степени b не может служить критерием для оценки скорости относительного роста на отдельных этапах или в отдельных точках онтогенеза.

Уравнение относительного роста (4) устанавливает общность констант a и b, одновременно определяющих относительный рост частей тела животного. Ввиду того, что показатель b, как это видно из уравнения (4), сильнее влияет на относительный рост, чем коэффициент a, его можно использовать как усредненный показатель относительного роста для онтогенеза в целом, хотя при этом нужно соблюдать определенную осмотрительность. В связи с этим рассмотрим следующие примеры.

Из рис. 2 видно, что несмотря на то, что $b_♂<b_♀$, в начальной стадии онтогенеза $\omega_♂>\omega_♀$, и только при длинах тела $L>100$ мм ($W>27$ г) относительный рост веса у самок больше, чем у самцов. По расположению кривых можно заключить, что для всего онтогенеза в целом скорость относительного увеличения веса самок больше, чем самцов. Другая картина наблюдается на рис. 3, где приведены скорости относительного роста печени. Несмотря на то, что в уравнении $G_n=aW^b$ $b_♀>b_♂$, расположение кривых свидетельствует, что скорость относительного роста печени самок для всего онтогенеза меньше, чем у самцов. Объективно здесь можно заключить только одно: при весе тела $W<90$ г $\omega_♂<\omega_♀$, при $W>90$ г $\omega_♂<\omega_♀$. Таким образом, не только для

отдельных этапов, но и для всего онтогенеза в целом показатель степени b не всегда может служить критерием сравнительной оценки скоростей относительного роста.

В подавляющем большинстве случаев константы уравнения (1) вычисляются с целью оценки относительного роста отдельных частей тела. Это делается с помощью громоздкого метода наименьших квадратов, особенно трудоемкого при больших объ-

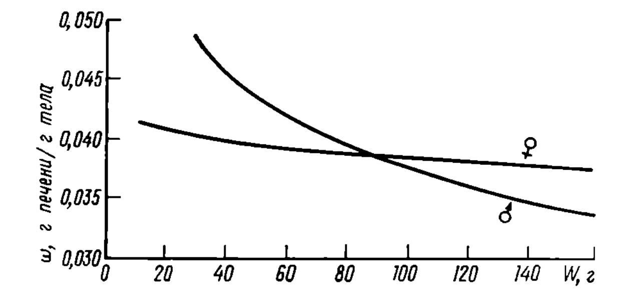


Рис. 3. Зависимость между весом тела и скоростью относительного роста печени месячных проб сони-полчка (уравнения аллометрического роста: ♂ июль, $G_п$ =0,1254, W= =0,78818, n=59; ♀, август, $G_п$ =0,04592, W=0,97033, n= =35).

емах выборки n. Между тем, скорость относительного роста можно получить без вычисления констант a и b. Для этого достаточно построить эмпирическую кривую $y=f(x)$ и графически ее продифференцировать. Кроме того, здесь может быть применен более точный способ — численное дифференцирование. В обоих случаях получим интересующую нас функцию $\omega=f(x)$. В связи с этим возникает вопрос, как велико расхождение между аналитической кривой (1) и эмпирической зависимостью $y=f(x)$.

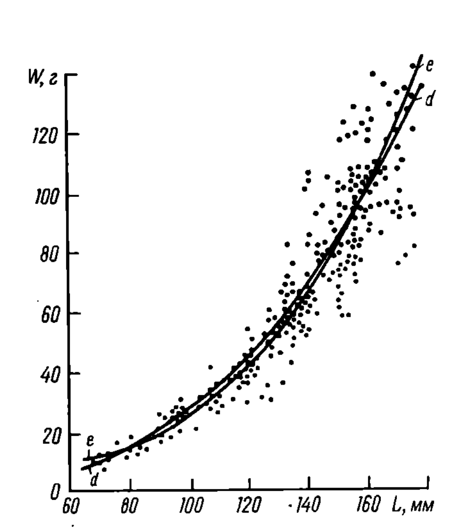


Рис. 4. Зависимость между весом и длиной тела самцов сони-полчка (n = 275, d — аналитическая, W = = 0,00004684, L=2,87, e — эмпирическая).

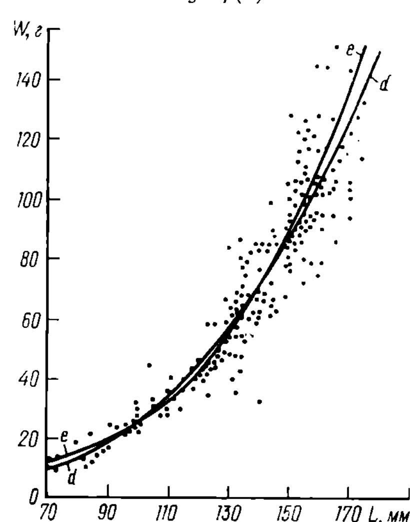


Рис. 5. Зависимость между весом и длиной тела самок сони-полчка (n = 206, d — аналитическая, W = = 0,00002571, L = 3,0, e — эмпирическая).

На рис. 4 для самцов и на рис. 5 для самок сони-полчка нанесены точки W, L, которые образовали криволинейные полосы. Линии d являются параболами (1), вычисленными с помощью метода наименьших квадратов, а линии e являются эмпирическими и построены методом выравнивания эмпирических рядов — способа взвешенной скользящей средней. Такой же график без нанесения точек W, L для мыши желтогорлой представлена на рис. 6. Таким образом, кривые d являются параболами и их можно выразить аналитически уравнением (1), а кривые e аналитической записи не имеют, а если и имеют, то определить ее практически невозможно. Принципиальное различие между этими кривыми состоит в том, что на ход парабол d оказывает влияние совокупность всех точек, т. е. на ее отклонения, например, при малых W, L оказывают влияние все другие точки, в том числе и точки больших W, L, в то время когда

ход кривых *e* определяется только местным расположением точек *W*, *L*. В связи с этим можно даже предполагать, что эмпирическая кривая более точно описывает связь признаков, чем уравнение (1). Как и следовало ожидать, отклонение эмпирических зависимостей от аналитических оказалось незначительным.

Определенные нами графически по эмпирическим кривым скорости относительного роста веса самцов и самок сони-полчка и мыши желтогорлой показали, что эти скорости незначительно отличаются от вычисленных аналитически. При этом для всех четырех случаев графический способ, дублированный методом численного дифференцирования,

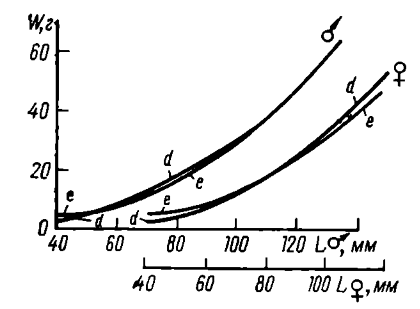


Рис. 6. Зависимость между весом и длиной тела самцов и самок мыши желтогорлой (*d* — аналитическая, ♂ — $W=0{,}0002035$, $L=2{,}58$, $n=238$, ♀ — $W=0{,}000120$, $L=2{,}71$, ($n=193$); *e* — эмпирическая).

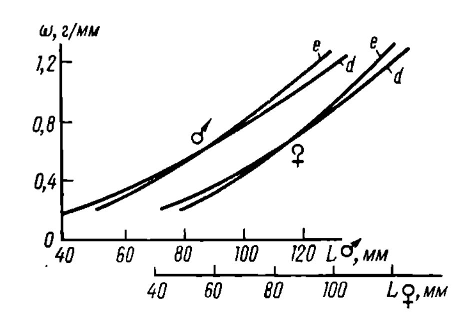


Рис. 7. Зависимость между длиной тела и скоростью относительного роста веса мыши желтогорлой (*d* — определены аналитически по формуле (4); *e* — определены методом графического дифференцирования эмпирических кривых $W=f(L)$, изображенных на рис. 6 под индексом *e*).

по сравнению с аналитическим (формула 4) дает незначительное занижение ω в начале онтогенеза (рис. 7) и несколько завышенное в конце, что объясняется расхождениями аналитических и эмпирических кривых $y=f(x)$.

Всякие статистические или биометрические построения должны основываться на принципе рендомизации. Между тем, некоторые исследователи (Егоров, 1974 и др.) скорость относительного роста определяют путем проведения регрессионного анализа нерендомизованных блоков. К числу таких блоков принадлежат весовые группы. Поэтому этот вопрос заслуживает подробного рассмотрения. Весовые группы не относятся к числу рендомизованных блоков потому, что они составляются не на случайной основе, а на сознательном отборе данных по одному из исследуемых параметров — по весу. Примером рендомизованных блоков могут служить месячные пробы, где отбор исходных данных производится не по исследуемым признакам, а по принципу случайного отлова в данном месяце.

Таким образом, регрессионный анализ применим к сезонным, месячным и им подобным пробам и неприемлем для весовых, возрастных, линейных и других групп. Для того чтобы показать, к каким ошибкам может привести нарушение принципа рендомизации при решении задач, связанных с определением скорости относительного роста, рассмотрим следующий пример.

Весь размах варьирования по весу сони-полчка был разбит на три примерно одинаковых участка и для каждого из них вычислены коэффициенты регрессии. Получены уравнения: самцы I $W=0{,}00005990$, $L=2{,}81$, II $W=0{,}03707$, $L=1{,}53$, III $W=0{,}17390$, $L=1{,}29$; самки I $W=0{,}0002697$, $L=2{,}48$, II $W=0{,}01462$, $L=1{,}73$, III $W=0{,}10888$, $L=1{,}38$. Обратим внимание, что конец параболы $(W=aL^b)_i$ не совпадает с началом отрезка $(W=aL^b)_{i+1}$. Вследствие этого аппроксимация процесса роста из непрерывной превращается в дискретную с разрывами на границах групп.

Сравнивая константы уравнений для групп с константами уравнений, вычисленными для полного размаха варьирования (см. подпись к рис. 2), замечаем, что они значительно отличаются. Существо дела не изменится, если полные размахи варьирования разбить в точном соответствии с весовыми группами или если исследователь решит, что его животное имеет не 3, а 4 или 2 весовые группы. Произойдет перераспределение коэффициентов регрессии в соответствии с изменением групповых размахов варьирования.

Другими словами, изменение констант групповых уравнений (1) при перемещениях границ групп будет определяться не биологическими законами роста, а действиями исследователя.

Полученные уравнения условных весовых групп были пересчитаны на скорости относительного роста по формуле (4). Результаты пересчета нанесены на основной гра-

фик (рис. 2). При чтении графика обнаруживается: 1. Дискретность относительного роста на границах групп. 2. Большое расхождение между ω, определенными для всего размаха варьирования, и для ω в группах. 3. Для всех трех весовых групп имеем сомнительное $\omega<1$.

Итак, на графике (рис. 2) показаны результаты двух методик определения относительного роста по одним и тем же исходным данным. Ввиду того, что результаты значительно отличаются, одна из методик неверна. Едва ли можно сомневаться в том, что ошибочный результат получен при нарушении принципа рендомизации.

Скорость относительного роста для любой весовой группы, любого этапа онтогенеза и даже для любой его точки легко определяется по графику, вычисленному для полного размаха варьирования. Например, из графика (рис. 2) видно, что скорость относительного увеличения ω сони-полчка меняется в значительных пределах от 0,4 до 2,4 г/мм. В начале онтогенеза $\omega<1$. Это значит, что рост в длину опережает увеличение веса. При $L=100$ мм ($W=27$ г) ω достигает 1, когда увеличение длины тела на 1 мм дает прирост веса 1 г. При дальнейшем росте животного ω становится больше 1, что указывает на замедление роста в длину по сравнению с увеличением веса. При предельных значениях W, L $\omega=2,4$ г/мм, т. е. увеличение длины тела на 1 мм соответствует увеличению веса на 2,4 г. Из графика видно также, что молодые самки в длину растут быстрее молодых самцов. У взрослых зверьков картина меняется — самки набирают вес интенсивнее, чем самцы, хотя разница в величинах ω самцов и самок невелика. Аналогичный анализ можно провести для роста хвоста (рис. 1) и печени (рис. 3).

Выводы

1. Показатель степени b в уравнении $y=ax^b$ самостоятельно не определяет скорости относительного роста отдельных частей тела животных. Она определяется обеими константами (a и b) и меняется в процессе онтогенеза по закону $\omega=abx^{b-1}$.

2. Применение регрессионного анализа к весовым и другим группам животных неправомерно, т. к. связано с отступлением от принципа рендомизации, вследствие чего приносит дезинформацию.

3. При исследовании относительного роста константы уравнения $y=ax^b$ можно не вычислять. Применением графического или численного (табличного) дифференцирования эмпирических кривых $y=f(x)$ можно получить достаточно точное изменение относительного роста в онтогенезе.

ЛИТЕРАТУРА

Алимов А. Ф., Голиков А. Н. Некоторые закономерности соотношения между размерами и весом у моллюсков.— Зоол. журн., 1975, 43, вып. 4, с. 517—530.

Егоров Ю. Е. Аллометрия и метод индексов в систематике и морфологии.— Зоол. журн., 1974, 53, вып. 5, с. 684—691.

Ищенко В. Г. Внутрипопуляционная изменчивость аллометрических показателей у водяной полевки.— Труды МОИП, отд. биол. Уральское отделение, 1967, вып. 25, с. 31—37.

Ищенко В. Г. Применение аллометрических уравнений в популяционной экологии животных.— Труды ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР, 1969, вып. 71, с. 8—15.

Мина Н. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М., «Наука», 1976, 291 с.

Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста. В кн.: Рост животных, М., Биомедгиз, 1935, с. 8—60.

Gould S. J. Allometry and size in ontogeny and philogeny.— Biol. Revs. Cambridge Philos. Soc. 1966, 41, 4, p. 587—640.

Huxley J. S. Problems of relative growth. London, 1932, 275 p.

Черкасский пединститут

Поступила в редакцию 21.V 1976 г.

S. L. Samarskij, V. R. Peredrij

ON THE METHODS FOR DETERMINING A RELATIVE GROWTH OF THE ANIMAL BODY PARTS

Summary

A formula is suggested to recalculate the equation $y=ax^b$ for the rate of a relative growth of certain parts or organs of the animal body. It is shown how a relative growth changes during ontogenesis. Rightfulness of the allometric growth equation application to the weight groups of animals is disputable. Analytical and empirical functions of $y=f(x)$ are compared and methods are suggested to calculate the relative growth rates from empiric curves.

Pedagogical Institute,
Cherkassy

УДК 598.2:591.471.374:616—089

Л. П. Осинский, В. С. Таран

О МЕТОДИКЕ ЧАСТИЧНОЙ АМПУТАЦИИ КИСТИ У ПТИЦ

Сохранение и широкий показ многообразия животного мира является одной из основных задач заповедников и зоопарков. Эта задача наилучшим образом решается при приближении условий содержания животных к естественным, т. е. при свободном их содержании. Однако в этих условиях дикие птицы могут улетать. Поэтому для сохранения и воспроизводства ценных и редких видов птиц на территориях заповедников, зоопарков и зооуголков давно применяются различные способы ограничения их летательных способностей, однако это всегда делалось с нарушением их биологии и естественного внешнего вида. Самым распространенным способом является ампутация части крыла. Исходя из того, что второстепенные маховые перья сосредоточены в области предплечья, а первостепенные — в кисти и что первые из них участвуют в образовании подъемной силы, а вторые — создают тягу (Гладков, 1949; Шестакова, 1971 и др.), производилась ампутация кисти с первостепенными маховыми перьями, лишавшая птицу возможности подниматься в воздух. При этом ампутировался либо III палец по суставу I фаланги, либо вся кисть в области запястья. Существенным недостатком таких операций является деформация крыла и потеря естественной красоты птицы: при ампутации III пальца остаются сравнительно длинные кости пясти; при ампутации всей кисти крыло превращается в «обрубок», а при ампутации по запястному суставу — нарушается целостность сухожилий мышцы и крыло свисает.

В ветеринарной энциклопедии (1968 т. I, с. 195) описана лишь одна методика ампутации крыла, согласно которой непосредственно дистальнее запястного сустава отделяется пясть с III пальцем и культя прижигается термокаутером.

Многократное использование этой методики убедило нас в том, что ее можно применять только на мелких птицах. Для крупных же видов (фламинго, журавль антигона, венценосный журавль, представителей некоторых веслоногих, голенастых, гусиных, хищных и др.) эта методика неприемлема из-за сильного кровотечения из сравнительно крупных кровеносных сосудов кисти.

С целью разработки новой методики ампутации кисти мы провели предварительное изучение основных артериальных магистралей области предплечья и кисти путем инъекции сосудов рентгеноконтрастной массой с последующей ангиографией и препарированием. Необходимость такого исследования диктовалась тем, что в литературе, посвященной кровеносной системе птиц, имеются лишь разрозненные сведения об артериях крыла (Gadow, Selenka, 1891; Stresemann, 1927; Ellenberger, Baum, 1943; Чулков, 1941; Дягилева, 1953; Kolda, Komarek, 1958; Westpfahl, 1961; Корнийчук, 1968, 1970 и др.). Кроме того, данные о характере ветвления артерий крыла птиц нередко противоречивы.

По данным наших исследований основные артериальные магистрали области предплечья и кисти птиц можно представить следующим образом. У всех птиц главной артерией крыла является плечевая артерия (a. brachialis), которая разделяется на два